Залекер В. Д. Изменение полового и возрастного состава популяций и плодовитости соболя.— Тр. ВНИИЖП, 1962, вып. 19, с. 187—205.
Ивантер Э. В. К вопросу о соотношении полов в потомстве у голубых песцов.— В кн.: Вопросы экологии, т. 6. М., 1962, с. 64.
Копеин К. И. Материалы к экологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки на Ямале.— Бюл. Урал. отд-ния МОИП, 1958, вып. I, с. 109—134.
Кубанцев Б. С. Половая структура популяций и ее динамики у млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— М., 1970.— 31 с.
Кукарцев В. А. К вопросу о влиянии промысла на половую структуру популяции горностая.— Сб. научно-технической информации (Охота, пушнина и дичь), 1970, вып. 29, с. 27—29.
Лавров Н. П. Биология размножения горностая.— Тр. ЦНИЛ биологии, охотничьего промысла и товароведения животного сырья, 1944, вып. 6, с. 124—150.
Монахов Г. И. Миграции соболей в Восточной Сибири осенью и зимой 1961—62 г.— Тр. ВНИИЖП, 1967, вып. 21, с. 88—100.
Попов В. А. Возрастной состав, кормовая база и гельминты горностая, как индикаторы колебания численности этого вида.— Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те, 1947, 57, вып. 3—4, с. 173—198.
Пястолова О. А. Полевка экономка.— В кн.: Млекопитающие Ямала и Полярного Урала, 1971, вып. 80, с. 127—149. (Тр. ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР).
Соколов И. И. Млекопитающие. Копытные.— М. : Изд-во АН СССР, 1959.— 640 с. (Фауна СССР; Т. 1. Вып. 3).
Сокольский С. М. К экологии куницы, кидуса и соболя в печорской тайге.— Тр. Печоро-Илычского заповедника, 1967, вып. 12, с. 140—166.
Терновский Д. В. Биология куницеобразных (Mustelidae).— Новосибирск : Наука, 1977.— 280 с.
Чельцов-Бебутов А. М. Биологическое значение тетеревиных токов в свете теории полового отбора.— Орнитология, 1965, вып. 7, с. 389—398.
Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере.— В кн.: Мат-лы по фауне Приобского Севера и ее использование, 1959, вып. 1, с. 239—254. (Тр. Салехардского стационара УФАН СССР).
Шварц С. С. Пути приспособления наземных млекопитающих к условиям обитания в Субарктике; т. 1. Млекопитающие, 1963, вып. 33—132 с. (Тр. ин-та биол. УФАН СССР).
Язан Ю. П. Охотничьи звери печорской тайги.— Киров : Волго-Вятское кн. изд-во, 1972.— 383 с.
Kvalheim E. Observasjoner av mar.— Fauna, 1975, 28, N 3, p. 128—139.
Müller H. Zur Fortflanzungsbiologie des Hermelins (Mustela erminea L.). — Rev. Suisse Zool., 1955, H. 61, N 3, S. 451—453.
Müller H. Beitrage zur Biologie des Hermelins, Mustela erminea Linne, 1758.— Saügetierk. Mitt., 1970, H. 18, N 4, S. 293—380.

Всесоюзный н.-и. институт охотничьего хозяйства и звероводства

Поступила в редакцию 2.X 1978 г.

УДК 638.12

И. И. Шалимов, Л. И. Бондарчук, В. Н. Олифир

РЕГУЛЯЦИЯ КОРМОДОБЫВАНИЯ И ЗАЧАТКИ МОБИЛИЗАЦИИ ОСОБЕЙ ДЛЯ ПОИСКА КОРМА У ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA, APIDAE)

Как известно, у шмелей сборщики фуражируют независимо друг от друга. У них нет необходимости в возникновении системы оповещения о координатах источника взятка, поскольку шмели не делают больших кормовых запасов.

Однако предварительные наблюдения, проведенные нами в 1975—1976 гг. в лесостепной зоне Украины над семьями большого земляного (*Bombus terrestris* L.), малого каменного (*B. derhammelus* Kby.), боль-

шого каменного (*B. lapidarius* L.) и полевого (*B. agrorum* F.) шмелей, показывают, что пищедобывательная активность шмелей-фуражиров может регулироваться внутренними потребностями семьи. Так, при добавлении в гнездо сахарного сиропа часть сборщиков нектара переключается на сбор пыльцы, а при добавлении пчелиной обножки сборщики пыльцы переключаются на сбор нектара.

При отсутствии сигнализации в семье шмелей рабочие-сборщики могут, как мы полагаем, получать информацию о состоянии кормовых запасов лишь самостоятельно инспектируя гнезда. Для проверки этого предположения мы наблюдали за индивидуально маркированными фуражирами малого каменного и полевого шмелей, учитывая длительность их пребывания в улейке в контроле и после искусственного добавления

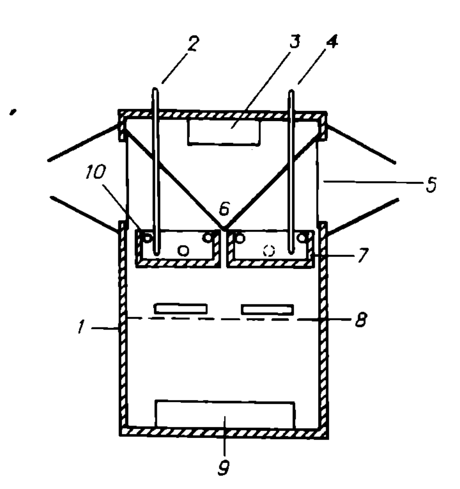


Рис. 1. Схематический разрез наблюдательного улейка:

1 — деревянный кожух; *2* — контактный термометр; *3* — терморегулятор; *4* — контрольный термометр; *5* — стекло наблюдательного отверстия; *6* — зеркальная призма, отклоняющая изображение горизонтальной поверхности гнезда на 90°; *7* — ящички с гнездами шмелей, прикрытые сверху оргстеклом (летковые отверстия направлены в противоположные стороны); *8* — металлическая сетка и кюветы с водой; *9* — термоэлементы; *10* — электролампочки подсветки.

в гнездо пищи. Нектар или пыльцу добавляли, не нарушая структуры купола, и лишь в отсутствие маркированных фуражиров. Анализ полученных данных показал, что если длительность пребывания в гнезде возвратившихся фуражиров малого каменного и полевого шмелей составляет соответственно 96,9 и 160 сек., то после искусственного изменения состояния кормовых запасов она возрастает до 206,9 и 286,7 сек. Результаты обработаны статистически и разница между средними существенна ($P_0 < 0{,}001$). В том, что эта разница во времени действительно обусловлена активным инспектированием, нас еще раз убедило повторение опытов на семье полевого шмеля в наблюдательном улейке с регулируемой температурой, что позволило изъять утепляющее покрытие гнезда (рис. 1). Все участки гнезда имели свой индекс и номер. После заполнения ячейки, куда фуражир складывал принесенный нектар, и трех прилежащих ячеек 50%-ным раствором сахарозы путь вновь прилетевшего сборщика внутри гнезда существенно удлинялся (рис. 2), значительная часть времени затрачивалась на тщательное исследование запасов пыльцы в пищевых карманах (обозначены стрелкой), а в следующий свой прилет фуражир возвращался с ношей пыльцы.

Таким образом, у шмелей оптимальное для данного момента соотношение количества белкового и углеводного корма в гнезде достигается благодаря активному регулированию вследствие индивидуального инспектирования состояния кормовых запасов прилетевшими фуражирами.

Интересно отметить, что аналогичный способ регуляции в ряде случаев сохраняется и у медоносных пчел. Так, при понижении темпера-

туры в улье каждая особь становится независимым приемником изменений и активным исполнителем по их устранению. Что же касается фуражировочной деятельности, то, как показал И. А. Левченко (1976), пчелы-сборщицы получают информацию о состоянии кормовых запасов опосредованно: по активности приема принесенного взятка ульевыми пчелами-приемщиками.

Вероятно, в шмелиной семье может существовать не только индивидуальная оценка количества корма, его белково-углеводного соотношения и необходимости к последующему фуражированию, а и примитивная форма мобилизации, о чем косвенно свидетельствуют наблюдения Д. В. Панфилова (1962), обратившего внимание на групповые вылеты шмелей за взятком, чередующиеся с длительными периодами покоя. Возможным и целесообразным вариантом такой мобилизации могла бы

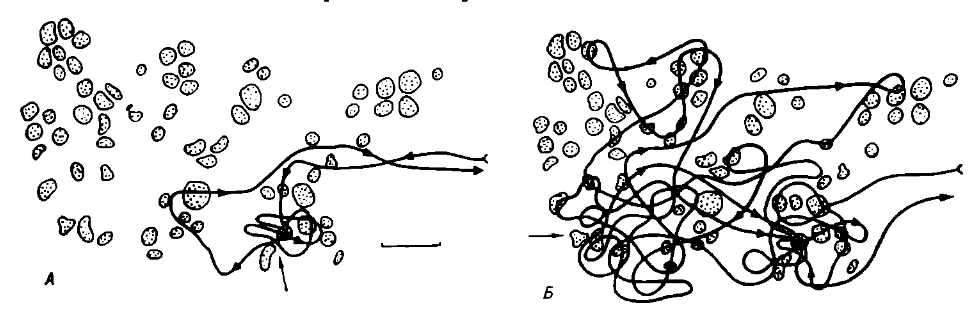


Рис. 2. Траектория движения внутри гнезда шмеля-фуражира:
А — до внесения корма в гнездо; *Б* — после внесения корма.

быть активация семьи при поступлении корма в гнездо в период скудного взятка. Увеличение пищедобывательной активности под влиянием возвратившихся в гнездо фуражиров с кормом экспериментально проверялось нами в июле — августе 1977 г. на семье полевого шмеля.

Для исключения непосредственного воздействия природного взятка к шмелепроводу подсоединяли плексигласовую надставку с заслонкой. Полость надставки шмели оценивали как пространство вне улейка, о чем свидетельствовали ориентировочные облеты в конце непрозрачной части шмелепровода — начале надставки. Удаление заслонки обеспечивало свободный вылет сборщиков в природу. При удаленной заслонке производилась и тренировка фуражиров на искусственную кормушку, заключающаяся в 15-минутном пищевом подкреплении 25%-ным раствором сахарозы, чередующаяся с перерывами различной длительности. Постоянные группы фуражиров, обычно состоящие из 4—6 особей, индивидуально маркировались.

Перед началом каждого опыта в семье в конце дня отбирали запасы нектара, создавая дефицит углеводного корма, и обильно снабжали пыльцой. По прекращении летной деятельности заслонку надставки закрывали, исключая доступ в гнездо шмелей, ночующих в поле. Утром следующего дня в течение часа проводили контрольные измерения летной активности, начиная регистрацию в различное время (с 7 до 10 часов). Затем следовали 20-минутные учеты при выставленной кормушке. В очередном варианте контроль и опыт проводили в обратной последовательности. Как в контроле, так и в опыте регистрировались только не маркированные шмели, т. е. не посещавшие ранее кормушку. После окончания эксперимента шмелям обеспечивали свободный вылет, а вечером цикл (отбор нектара и добавление пыльцы в вечернее время,

закрывание заслонки надставки, утренние регистрации и свободный вылет в природу) повторяли.

Было проведено 8 повторностей опытов и зарегистрировано 327 вылетов в надставку. Статистическая обработка полученных данных показала, что в контроле вылетает в среднем $2{,}97 \pm 0{,}28$ не маркированных фуражира за 5 минут, тогда как при поступлении корма в гнездо их количество возрастает до $6{,}9 \pm 0{,}53$ ($P < 0{,}05$).

Установив таким образом активизирующее, т. е. по сути мобилизующее воздействие фуражиров с кормом, мы приступили к следующей части исследований — определению отличий в поведении фуражиров, возвратившихся в гнездо с кормом или без корма.

Предварительные наблюдения показали, что для определения таких отличий достаточно регистрации продолжительности пребывания фуражира в гнезде, реакции фуражира на «ульевых» шмелей, ориентировочной реакции или слежения «ульевых» шмелей за фуражиром, откладывания принесенного корма в ячейку и ознакомления с ним «ульевых» шмелей.

Полуавтоматическая регистрация (панель клавишного ручного управления, спаренная с 5-канальным самописцем Н-30) и последующий анализ поведения 80 возвратившихся в гнездо шмелей (50 — с кормом и 30 — без корма) показали, что поведение шмелей, возвратившихся в гнездо без корма, можно условно разделить на два типа, примерно одинаковых в количественном соотношении.

Первый тип поведения характеризуется обычным передвижением по поверхности сота со скоростью, несколько превышающей среднюю скорость передвижения «ульевых» шмелей. Этим увеличением скорости, как мы полагаем, объясняется возникновение умеренной реакции на фуражира, выраженной в виде кратковременных тактильных контактов и поворотов в его сторону. Количество реакций за одно посещение невелико и составляет в среднем $2{,}46 \pm 0{,}51$ с частотой 0,04 $сек^{-1}$, причем около 15% из них приходится на долю агрессивного поведения (подталкивания, захваты за лапки и крылья). Активное следование за фуражиром, как и характерная форма нападения, вызывающая отрыгивание принесенного корма до откладывания его в ячейки, отсутствуют. Перед очередным вылетом, пробыв в гнезде в среднем $35{,}73 \pm 8{,}45$ сек., «пустые» фуражиры исследуют ряд ячеек и, набрав некоторое количество корма, устремляются в шмелепровод.

Второй тип характеризуется явными признаками торможения: движения замедленные, шмель избирает наименее оживленные участки гнезда, избегает встреч с «ульевыми» особями, забирается под соты, где и сидит неподвижно. До очередного вылета проходит не менее 160—180 сек. Вероятно, шмели этого типа не являются фуражирами, и их вылет из гнезда сопряжен с иными физиологическими отправлениями.

Следует отметить, что сборщиков, возвратившихся в улеек без корма, практически во всех случаях агрессивно встречают шмели, стоящие у края гнезда.

Совсем иначе ведут себя фуражиры, возвращающиеся в улеек с кормом. Это сразу же бросается в глаза при их выходе из шмелепровода в полость гнезда. Средняя продолжительность пребывания в улейке увеличивается до $99{,}1 \pm 14{,}1$ сек. Скорость поступательного движения возрастает в 1,5—2 раза, резко увеличивается количество поворотов в ту или иную сторону, что способствует пребыванию на большей площади. Наиболее предпочитаемы оживленные участки сота, где в 55% случаев наблюдается активная реакция на «ульевых» шмелей, сопровождающаяся тактильными контактами. Среднее количество таких контактов

на прилет составляет 2,6±0,37 с частотой 0,029±0,005 $сек^{-1}$. Реакция на шмеля с заполненным медовым зобиком теперь наблюдается уже в 100% случаев, причем количество реакций увеличивается с 2,46 до 6,75, а частота их следования в 2,5 раза на прилет. Разница между сравниваемыми парами существенна, $P_0<0{,}05$. Изменяется и характер реакций на фуражира. Так, если до приема корма сборщиком «ульевые» шмели лишь незначительно поворачивались в его сторону, проявляя ориентировочную реакцию, то теперь налицо явное активное следование на протяжение нескольких сантиметров, сопровождаемое тактильными контактами. На этот факт следует обратить особое внимание хотя бы из тех соображений, что у медоносных пчел разведчицы обеспечивают тактильную стимуляцию резервных пчел-сборщиц и создают условия для восприятия информации о наличии и координатах источника пищевого подкрепления (Левченко, Шалимов, 1970, 1975).

Следующие за фуражиром шмели обступают ячейку, куда он откладывает корм, и, как показала маркировка сиропа в кормушке красителем конгб-красным с последующим анализом содержимого медовых зобиков, знакомятся с его качеством (6,46±0,43 особи на прилет). Уже отложивший корм фуражир со стороны окружающих вызывает значительно меньший интерес: ориентировочные реакции, тактильные контакты и реакции следования наблюдаются лишь в 30% случаев; а их количество и частота на один прилет уменьшаются соответственно в 1,8 и 1,7 раза.

В ряде случаев шмели атаковывали сборщика, вызывая отрыгивание принесенного корма на поверхность сота. Разбрызганный сироп немедленно поглощается 2—3 особями.

После нескольких прилетов фуражира с кормом общий фон активности гнезда значительно возрастает и учащаются случаи выхода шмелей в плексигласовую надставку шмелепровода.

Таким образом, повышенная скорость передвижения фуражира с кормом, охват им значительной площади гнезда, сопровождаемые тактильной стимуляцией со стороны «ульевых» шмелей, проба последними принесенного в гнездо корма и т. д. увеличивают общую активность семьи, побуждая незанятых сборщиков подключаться к пищедобывательной деятельности.

Настоящая работа не дает количественной оценки эффективности воздействия каждого из перечисленных изменений поведения фуражира и «ульевых» шмелей на пищедобывательную активность семьи. Решение этого вопроса, как мы полагаем, обеспечат последующие исследования с применением кинорегистрации и индивидуальной маркировки всех особей семьи.

ЛИТЕРАТУРА

Левченко І. О., Шалімов І. І. Про тактильний компонент сигнальних рухів медоносних бджіл.— Бджільництво, 1970, вип. 6, с. 42—44.

Левченко И. А., Шалимов И. И. Роль тактильных стимулов в формировании свиты пчел разведчиц.— В кн.: Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии.— М. : Изд-во Москов. ин-та, 1975, с. 49—50.

Левченко И. А. Передача информации о координатах источника корма у пчелы медоносной.— Киев : Наук. думка, 1976.— 249 с

Панфилов Д. В., Зимина Л. В. Некоторые данные о гнездовании и поведении шмелей.— Бюл. Москов. о-ва испытателей природы, отделение биол., 1962, 67, № 3, с. 38—44.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
19.II 1979 г.